

УДК 576.895.122.2 : 591.526

© 1994

ОЦЕНКА ЭЛИМИНАЦИОННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ВОДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К СВОБОДНОЖИВУЩИМ ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ *OPISTHORCHIS FELINEUS*

С. А. Безр, А. С. Стругова, С. М. Герман

Рассматриваются подходы к оценке элиминационных потенциалов беспозвоночных гидробионтов — сочленов пойменных водных биоценозов, по отношению к свободноживущим жизненным формам: яйцам (мирацидиям) и церкариям *O. felinus*. В основе расчетов и выводов лежат результаты полевых и лабораторных исследований, выполненных в период 1985—1992 гг. в Тура-Пышмынском междуречье (Тюменская обл.), Тюменском НИИ Краевой инфекционной патологии и ИМПИТМ им. Е. И. Марциновского.

Проблема оценки роли водных биоценозов в элиминации свободноживущих фаз развития трематод, поступающих во внешнюю среду от изоорганизмов (дефинитивных и первых промежуточных хозяев), имеет фундаментальный характер с точки зрения понимания процессов саморегуляции численности гидробионтов в водных экосистемах. Когда это касается трематод, опасных для человека и хозяйственно-полезных животных, проблема приобретает и ярко выраженное прикладное значение, оцениваемое с двух позиций: во-первых — роли существующих элиминационных потенциалов сочленов водных биоценозов и разработки путей повышения их биоэлиминационной активности по отношению к свободноживущим жизненным формам трематод, что лежит в основе выбора стратегии профилактики трематодозов и природном звене развития возбудителей; во-вторых — прогнозирования темпов восстановления объемов элиминационных потенциалов биоценозов при различных экологических нарушениях, вызываемых вмешательством человека (нефтегазодобыча, лесосплав, строительство коммуникаций и гидростроительство, использование пестицидов и др.). В общих чертах проблема сводится к необходимости проведения предварительных экологических экспертиз (с использованием паразитологических показателей), предшествующих вмешательству в водные экосистемы.

Прежде чем вмешиваться в конкретный биоценоз, мы должны попытаться ответить на вопрос: как он сам справляется с теми задачами, которые мы пытаемся решать при помощи каких-либо средств борьбы (моллюскицидов, овицидов, лярвицидов и т. д.), и что произойдет, если мы выключим отработанный длительным периодом взаимной адаптации механизм регуляции численности основных сочленов биоценоза? Решение этого принципиального вопроса нам представляется куда более важным, чем разработка пусть даже очень эффективного и дешевого способа вмешательства в биоценоз с целью выклинивания интересующего нас объекта.

Работая над проблемой поиска путей профилактики описторхоза в природном звене развития возбудителя, мы изучили возможности (в эксперименте) большой группы видов беспозвоночных гидробионтов (обычных сочленов фауны естественных малых эвтрофных пойменных водоемов бассейна средней Оби) элиминировать яйца с содержащимися в них мирацидиями и церкариями возбудителя описторхоза (Кривенко и др., 1988; Бе-

эр, 1991; Стругова и др., 1989, 1990, 1991; Стругова, 1991; Стругова, Беэр, 1991). Был разработан надежный способ определения жизнеспособности яиц *O. felineus*, основанный на физико-химической стимуляции вылупления мирацидиев в искусственных средах (Герман, Беэр, 1984; Герман и др., 1986). Были изучены морфофункциональные особенности внешней оболочки яиц описторхид, способствующие удерживанию яиц на определенных субстратах (Беэр и др., 1991; Бисариева и др., 1991), и особенности заражаемости моллюсков — *Codiella* — в разных условиях (Герман, 1988).

Имея этот пакет необходимой информации, мы предприняли попытку проанализировать степень элиминированности свободноживущих фаз развития описторхиса в природных водоемах. Мы попытались также ответить на вопрос: каково примерное соотношение инвазионного материала (яиц *O. felineus*), «достающихся» в биоценозах специфическому промежуточному хозяину — моллюскам *C. troscheli*, и «приходящихся» на долю прочих беспозвоночных гидробионтов в водных биоценозах.

Все расчеты были выполнены на основании результатов полевых исследований и лабораторных экспериментов. Полевые исследования проведены в Тура-Пышмынском междуречье (Тюменская обл.) на примере трех модельных водоемов — пойменных малых озер: Приказчиково, Петровское и Сосновское. Необходимые методы лабораторных и полевых исследований описаны нами ранее в перечисленных публикациях. Здесь подчеркнем лишь то, что при определении элиминационных потенциалов каждого вида гидробионтов по отношению к яйцам (мирацидиям) *O. felineus* учитывались 2 основных показателя: число съеденных (1) и число утративших при этом жизнеспособность (2) яиц. Для церкарий достаточно было одного показателя — попадания в организм беспозвоночного, т. к. при любом пути элиминации это гарантировало гибель личинки.

Жизнеспособность яиц определялась до и после каждого эксперимента по методу Герман и Беэра (1984) и морфологическим признакам.

Были выявлены основные пути элиминации яиц и церкарий описторхиса: трофический, импрегнальный (попадание в фекальные сумки элиминаторов, длительно не разрушающиеся в воде и игнорируемые моллюсками *C. troscheli*), и пенетральный (для церкарий *O. felineus* при их внедрении в тело элиминатора).

Основные параметры, необходимые для расчетов (полученные в полевых и лабораторных условиях), приведены в таблице.

Оценивая элиминационные потенциалы биоценозов, мы постулировали ряд моментов: 1 — все яйца возбудителя, поступающие в конкретный водоем от всех возможных инвазированных *O. felineus* изоорганизмов — дефинитивных хозяев, проходят сквозь «фильтр» гидробионтов, составляющих планктон, некто-бентос и бентос биоценоза (при этом часть яиц оседает на зеленой массе водных растений, каком-либо другом твердом субстрате или заиливается в донном грунте); 2 — не все гидробионты способны элиминировать яйца одинаково эффективно, некоторые (например, *Lymnaea stagnalis*) ведут себя и как диссеminatеры, способные распространять жизнеспособные яйца возбудителя; 3 — определенная часть жизнеспособных яиц возбудителя «достаётся» на долю моллюсков рода *Codiella* и получает возможность продолжать развитие; 4 — наши расчеты носят лишь оценочный характер.

Расчеты дали следующие результаты.

1. На учитываемых территориях (на поверхности и в глубине до 10 см грунта исследуемых прибрежных 4-метровых зон модельных водоемов) в весенний период содержится не менее 38 млн яиц *O. felineus*. К осени их число возрастает по крайней мере в 10 раз.

2. Общее число яиц *O. felineus*, которые потенциально могут быть элиминированы за сутки всеми учтенными гидробионтами (с учетом их минимальной и максимальной численности в модельных водоемах и среднего элиминационного потенциала в расчете на одного элиминатора в 1 сут), состав-

ляет от 700 до 5340 млн, т. е. в 18—140 раз больше того количества яиц, которое в начале летнего сезона содержится в учитываемых зонах биоценозов.

В среднем один беспозвоночный гидробионт потребляет в сутки около 530 мг пищи. Средняя биомасса яиц описторхиса (которые при этом могут быть элиминированы тем же гидробионтом) соотносится с общим объемом потребляемой пищи, как 1 : 300, т. е. гидробионтам «достается» примерно в 300 раз меньше яиц по сравнению с тем количеством, которое они потенциально могут элиминировать (не 700—5340 млн, а 2.5—18 млн).

За 120 суток (со второй половины мая по вторую половину сентября, т. е. в период наиболее активной жизни гидробионтов в модельных водоемах), они, таким образом, в состоянии элиминировать от 305 до 2200 млн яиц описторхисов. Реально за этот же срок в водоемах накапливается около 400 млн яиц возбудителя и, как можно видеть, все они в принципе могут быть элиминированы учтенными животными.

3. Потенциальная элиминационная нагрузка (в отношении яиц описторхиса) среди учтенных гидробионтов в основном ложится на олигохет (около 90%) и в значительно меньшей степени — на моллюсков и членистоногих.

4. Численность моллюсков *C. troscheli* — промежуточных хозяев *O. felineus* — в модельных водоемах составляет от 0.4 до 4.4% (в среднем 2.4%) от общей численности учтенных гидробионтов. Средняя инвазированность моллюсков ларвальными формами *O. felineus* — $2 \pm 0.5\%$

5. В зараженных *C. troscheli* могут развиваться (без опасности гибели инвазированных особей) не более 20 яиц (мирацидиев) *O. felineus*. Гиперинвазированные моллюски, съевшие «сразу» (до включения механизма клеточного иммунитета, блокирующего реинвазию) более 20 жизнеспособных яиц возбудителя, элиминируются (Герман, 1988). В наших расчетах число продолжающих развитие яиц описторхиса составляет примерно 0.01% от числа яиц, оказывающихся за весенне-осенний период в модельных водоемах.

6. Моллюски *C. troscheli* с «включенным» механизмом клеточного иммунитета продолжают эффективно выполнять роль трофического элиминатора яиц *O. felineus*. Высокая элиминационная эффективность *Codiella* обеспечивается строением их радулярного аппарата, экологическими особенностями (преимущественным обитанием их как активных скоблильщиков на листьях водных растений, где контакт с яйцами описторхиса высоко вероятен) и морфофункциональными особенностями скорлупово-оперкулярной оболочки яиц *O. felineus*, способствующими удерживанию яиц на растительном субстрате (Безр и др., 1991). Кроме этого, та часть яиц, которая не утратила жизнеспособность в организме моллюсков, оказывается импрегнированной в их длительно не разрушающиеся фекальные сумки. Постепенно яйца погибают и оказываются выключенными из дальнейшего оборота инвазии.

7. Учитывая, что существует низкий порог числа яиц (мирацидиев) возбудителя, которые в организме *Codiella* могут продолжать развитие (превышение этого порога увеличивает вероятность гибели моллюсков), того числа яиц, которые достаются *C. troscheli* (остаются не элиминированными), вполне достаточно для того, чтобы интенсивность инвазии моллюсков поддерживалась на высоком и более или менее постоянном уровне. Иными словами, элиминационный пресс в биоценозах практически не влияет на уровень интенсивности инвазии *Codiella* ларвальными формами *O. felineus*.

8. В то же время элиминационный пресс оказывает существенное влияние на степень экстенсивности инвазии моллюсков. При малом числе яиц в водоемах вероятность контактов с ними *Codiella* резко уменьшается. С большой долей уверенности можно полагать, что именно элиминационный пресс определяет низкий уровень экстенсивности инвазии моллюсков, который реально наблюдается в природных водоемах (менее 1% в среднем по всем очагам описторхоза в

Плотность популяций и элиминационной способности беспозвоночных гидробионтов по отношению к свободноживущим фазам развития возбудителя описторхоза

The density of populations and elimination capability of invertebrate hydrobiontes in relation to free living stages of the opisthorchosis agent

Виды гидробионтов	Плотности популяций (экз/м ² ; экз/м ³)	Число элиминированных одним экз. гидробионта:	
		яиц описторхиса за 1 сут	церкарий описторхиса за 1 ч
Моллюски			
1. <i>Bithynia tentaculata</i> L.*	76.6 ± 12.8	855.5 ± 43.1	
2. <i>Codiella troscheli</i> Paasch.*	49.7 ± 13.9	796 ± 54.4	
3. <i>Lymnaea stagnalis</i> L.	12.5 ± 3.1	422 ± 71.7	
4. <i>Planorbarius corneus</i> L.*	16 ± 4.8	419.9 ± 48.7	
5. <i>Sphaerium corneum</i> L.	107.5 ± 20.1	101.1 ± 67.3	
6. <i>Valvata piscinalis</i> Muller *	12.5 ± 4.5	236.4 ± 56.7	
7. <i>Planorbis planorbis</i> L.*	22.2 ± 3.3	149.3 ± 25.2	
8. <i>Anisus vortex</i> L.*	8.4 ± 2.2	177.6 ± 15.8	
9. <i>Lymnaea auricularia</i> L.*	3 ± 0.9	179.9 ± 38.3	
10. <i>Physa fontinalis</i> L.	57.5 ± 11.1	96.4 ± 4.7	
11. <i>Lymnaea ovata</i> Drapsn.	3 ± 1	46.6 ± 3.9	
12. <i>Viviparus contectus</i> Millet.	15.4 ± 3.4	98.5 ± 2.8	
Олигохеты			
13. <i>Limnodrilus udekemianus</i> Clap.*	270 ± 80.2	1075 ± 30	
14. <i>L. hoffmeisteri</i> Clap.	260 ± 80	970 ± 28	
15. <i>Slavina appendiculata</i> (d'Udek.)	230 ± 78.3	1340.8 ± 50.4	
16. <i>Nais variabilis</i> Piquet	175.8 ± 54.4	1007.6 ± 40.7	
17. <i>Uncinaiis uncinata</i> Oersted.	178 ± 55	934.5 ± 24.5	
18. <i>Aelosoma hemprichi</i> Ehrenberg	230 ± 65	980 ± 25.5	
19. <i>Pristina aequiseta</i> Bourne.*	175.5 ± 42.5	1440.8 ± 58.6	
20. <i>Tubifex tubifex</i> Muller *	156 ± 39.8	973.6 ± 29.9	
21. <i>Lumbriculus variegatus</i> Muller.*	270 ± 70	660 ± 30.5	
22. <i>Ilyodrilus hammoniensis</i> (Mich.)	270 ± 70	640 ± 30.5	
Членистоногие			
ракообразные и личинки водных насекомых			
23. <i>Gammarus lacustris</i> Sars.	9.3 ± 2.3	90.2 ± 12.7	4.1 ± 1.8
24. <i>Apus</i> sp.	15.5 ± 4.2		24.1 ± 5.1
25. <i>Daphnia longispima</i> O. F. M.	150 ± 24.4		1.3 ± 0.3
26. <i>Sida crystallina</i> O. F. M.	250 ± 38.4		1.3 ± 0.2
27. <i>Eucyclops macruroides</i> Lill.	200 ± 35		20.9 ± 1.2
28. <i>Mesocyclops crassus</i> Fischer.	250 ± 38		13.9 ± 0.9
29. <i>Chironomus plumosus</i> L.*	15.4 ± 2.5	24.6 ± 9.5	18.9 ± 3.3
30. <i>Phryganea bipunctata</i> Retz.	2 ± 0.4		6.7 ± 0.9
31. <i>Agrypnia paginata</i> Curtis	3.5 ± 1.1		6.8 ± 0.8
32. <i>Limnophilus rhombicus</i> L.	3 ± 1		7.7 ± 1
33. <i>L. flavicornis</i> Fischer.	3.6 ± 1.2		9.4 ± 0.9
34. <i>Erythromma viridulum</i> Charpent.	5.1 ± 1.2		128.3 ± 28.2
35. <i>Somatochlora metallica</i> V. d. Lind.	5.9 ± 1.3		118.8 ± 25.4
36. <i>Ischnura elegans</i> L.	3.2 ± 1.2		22.3 ± 1.8
37. <i>I. pumilio</i> Charpentier	4.3 ± 1.5		15.0 ± 1.2
38. <i>Coenagrion vernale</i> Hagen	7.1 ± 2.2		6.7 ± 0.9
39. <i>Aeschna cyanea</i> Muller	4 ± 1.5		3.2 ± 1.2
40. <i>Cloeon dipterum</i> L.	6.1 ± 1.8		8 ± 2.2
41. <i>C. simile</i> Eaton	4.6 ± 1.5		8.6 ± 2.2
42. <i>C. horaria</i> L.	7.7 ± 1.8		8 ± 2
43. <i>Baetis vernus</i> Curtis	6.5 ± 1.8		10.5 ± 2.5

Примечание. Звездочкой отмечены виды гидробионтов, включенные во второй эксперимент по заражаемости *Codiella* яйцами *O. felineus* (объяснение в тексте).

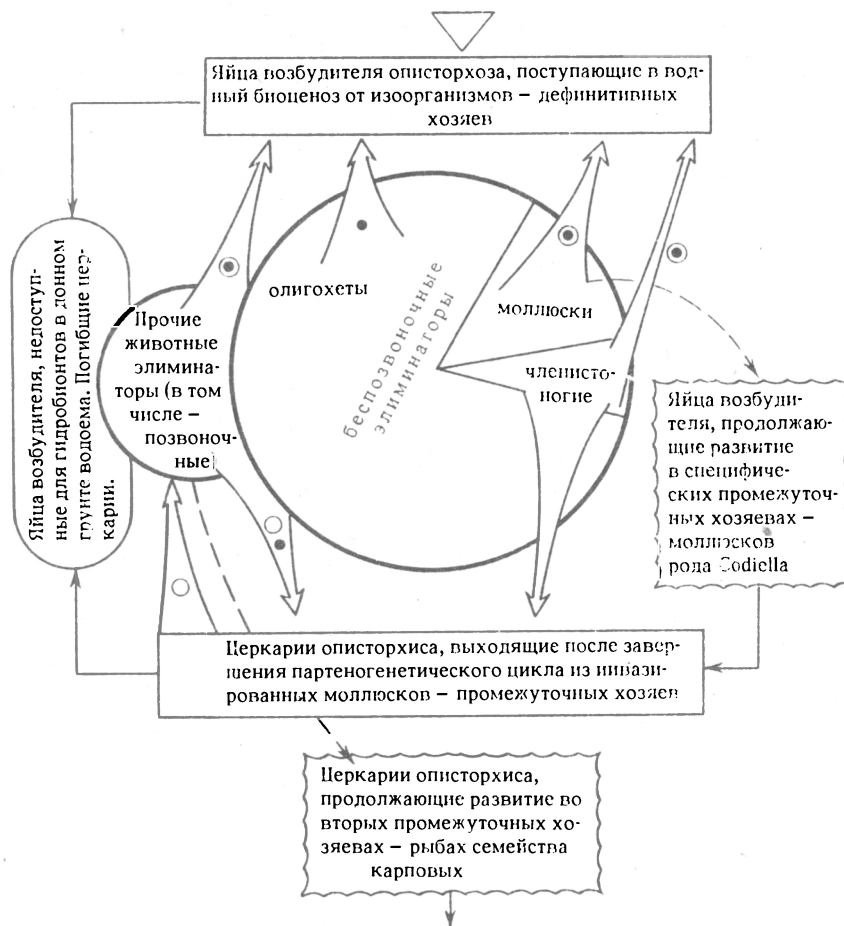


Схема элиминационных процессов, регулирующих численность свободноживущих фаз *Opisthorchis felineus*.

Schem of elimination process regulating the rate of free living stages of *Opisthorchis felineus*.

России, около 2.5% в гиперэндемичных очагах среднего Приобья и 2% в наших модельных водоемах). Это предположение мы подтвердили двумя экспериментами.

Моллюсков *C. troscheli* дозированно заражали яйцами *O. felineus* (со «своих» очаговых территорий с целью избежания поправок на гетерогенность популяций хозяев и паразитов по степени совместимости) в аквариумах без присутствия гидробионтов (Герман, 1988). В среднем (по вариантам опытов с материалом из Татарстана и Тюменской обл.) инвазированность моллюсков в конце эксперимента составляла $83.2 \pm 1.2\%$.

Моллюски *C. troscheli* были включены в эксперимент по заражению яйцами *O. felineus*, где кроме них (в 500-литровом аквариуме со слоем донного ила и водными растениями) присутствовали еще 12 видов беспозвоночных гидробионтов

(легочных и переднежаберных моллюсков, олигохет, членистоногих), проявивших высокую элиминационную активность в предварительных экспериментах (см. таблицу) по отношению к яйцам *O. felineus*. Численность каждого вида гидробионта в эксперименте соответствовала средней плотности популяций в природных водоемах. С учетом смертности *C. troscheli* в конце эксперимента их инвазированность *O. felineus* составила 17.8%.

Полученные результаты подтверждают предположение о том, что именно элиминационный пресс естественных водных биоценозов оказывает решающее влияние на низкий уровень инвазированности *Codiella* в природных водоемах.

9. Оценивая элиминационную активность учтенных гидробионтов по отношению к церкариям *O. felineus*, отметим, что за 1 ч они в совокупности способны элиминировать около 60 тыс. церкарий. За 3 недели (период массового выхода из инвазированных моллюсков в середине лета) это число составляет не менее 31.5 млн, т. е. около 70% от их общего расчетного количества в модельных водоемах. Церкарии *O. felineus* являются хорошим пищевым объектом (в отличие от яиц возбудителя) для многих активных хищников гидробиоценоза и могут элиминироваться путем активного внедрения в тело животного (пенетральный способ элиминации). Даже учитывая, что в середине летнего сезона в модельных водоемах присутствуют церкарии не только *O. felineus*, но и других трематод, мы полагаем, что цифра 70% церкарий *O. felineus*, элиминируемых беспозвоночными гидробионтами, близка к истине.

Схема элиминационных процессов, участвующих в регуляции численности свободноживущих жизненных форм *O. felineus*, показана на рисунке.

В заключение представим ситуацию, при которой элиминационный пресс по отношению к свободноживущим жизненным формам *O. felineus* отсутствовал бы. Даже с учетом поправок на исходную (не 100%-ную) жизнеспособность яиц возбудителя, возможность их заиливания в грунте и т. д., при отсутствии овоэлиминаторов на долю *Codiella* приходилось бы не 0.01% яиц от их общего количества, поступающего в водоемы, а по крайней мере 16%, т. е. почти в 2000 раз больше. Такого количества яиц было бы достаточно для того, чтобы инвазированность *Codiella* в популяциях приближалась к максимуму, а не составляла 1—1%, что реально наблюдается в природе (редкие исключения были нами описаны и объяснялись чрезмерным обсеменением водоемов, благодаря их непосредственной близости к источникам инвазии и бедностью фауны гидробионтов). Соответственно в 20—40 раз увеличилась бы и численность инвазированных моллюсков, пропорционально увеличивая риск заражения вторых промежуточных хозяев — рыб семейства карповых, а затем и дефинитивных хозяев, в том числе и человека.

Список литературы

- Беэр С. А. Принципы экологических подходов к профилактике описторхоза // Описторхоз, современное состояние проблемы, перспективы развития. Тюмень, 1991. С. 11—14.
- Бисариева Ш. С., Беэр С. А., Герман С. М. Закономерности удерживания яиц описторхиса различными субстратами // Описторхоз, современное состояние, проблемы, перспективы развития. Тюмень, 1991. С. 14—18.
- Беэр С. А., Бисариева Ш. С., Герман С. М. Функциональные особенности ультраструктуры внешней оболочки яиц описторхид. Сообщение 2. Механизмы удерживания яиц субстратами // Мед. паразитол. 1991. № 6. С. 14—19.
- Герман С. М. Взаимоотношения возбудителя описторхоза с промежуточными хозяевами — моллюсками. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук (паразитология). М. 1988.
- Герман С. М., Беэр С. А. Метод определения жизнеспособности яиц описторхисов, основанный на выходе мирацидиев в экспериментальных условиях // Мед. паразитол. 1984. № 1. С. 57—60.
- Герман С. М., Бэбрис Н. К., Беэр С. А. Изучение условий выхода мирацидиев описторхиса в организме моллюсков хозяев // Тез. 4-го Всес. симпози. по паразитам водных беспозвоночных. М. 1986. С. 32—33.

- Кривенко В. В., Беэр С. А., Стругова А. С. и др. Пресноводные моллюски гастроподы, как элиминаторы яиц *Opisthorchis felinus Rivolta* // Мед. паразитол. 1988. № 6. С. 53—57.
- Стругова А. С. Биоэлиминаторы церкарий описторхиса (экспериментальные исследования) // Мед. паразитол. 1991. № 1. С. 41—43.
- Стругова А. С., Беэр С. А., Мефодьев В. В. Моллюски — детритофаги, как элиминаторы яиц описторхид // Гельминтология сегодня, проблемы и перспективы. Докл. конф. ВОГ. 1989. Т. 2. С. 119—120.
- Стругова А. С., Беэр С. А., Мефодьев В. В. Пресноводные гидробионты как элиминаторы церкарий описторхиса // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. Пушино. 1990. С. 143—144.
- Стругова А. С., Беэр С. А. Принципы биоценологической борьбы с возбудителем описторхоза // Методы профилактики и борьбы с трематодозами человека и животных. Сумы. 1991. С. 112—117.
- Стругова А. С., Беэр С. А., Мефодьев В. В. Биоэлиминаторы яиц и церкарий возбудителя описторхоза // Описторхоз, современное состояние проблемы, перспективы развития. Тюмень. 1991. С. 238—242.

ИМПитМ им. Е. И. Марциновского ГКСЭН РФ,
Москва
ТНИИКИП ГКСЭН РФ, Тюмень
Институт цитологии РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 4.04.1994

THE ESTIMATION OF ELIMINATION POTENTIAL OF WATER BIOCENOSES IN RELATION TO FREELIVING FORMS OF OPISTHORCHIS FELINEUS

S. A. Beer, A. S. Strugova, S. M. German

Key words: *Opisthorchis felinus*, egg, miracidium, cercarium, elimination.

SUMMARY

Different methods of estimation the elimination potential of invertebrate hydrobionts, members of water biocenoses, in relation to freeliving instars such as egg (miracidium) and cercarium of *O. felinus* are considered. Calculations and conclusions are based on field and laboratory investigation carried out in the period 1985—1992.

The elimination process in biocenoses does not practically influence on the intensivity of infection, but influences significantly on the extensivity of the infection of the molluscs *Codiella* with *O. felinus* larvae. This process is also the cause of low extensivity of infection of *Codiella* in natural water reservoirs (usually less 1—2.5%) in all infection centres of exUSSR area including Western Siberia.

The eggs (miracidia) of *O. felinus* are eliminated with different effectivity by invertebrate of nectobentos (oligochaeta, molluscs, and with less rate by arthropodes). Coracidia are eliminate generally by nectoplanton crustaceans and water insect larvae. Invertebrate hydrobionts eliminate about 70% cercaria of the number coming out the infected molluscs being intermedial hosts.